



TITLE:

モデル生態系における安定性および周期性

AUTHOR(S):

中島, 久男

CITATION:

中島, 久男. モデル生態系における安定性および周期性. 物性研究 1978, 29(6): 345-387

ISSUE DATE:

1978-03-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/89507>

RIGHT:

モデル生態系における安定性および周期性

立命館大・理工 中 島 久 男

(前号よりの続き)

§ 4. 時間遅れをともなう系

前節までは個体数の時間変化の割合が、その瞬間の各個体数の関数で与えられる系を取り扱ってきた。しかし一方では、生物個体群の増加率が、その生物個体群や、それと相互作用をしている個体群から時間遅れをともなって影響される場合がある。例えば、過放牧の影響はその瞬間の草食動物が関係するのではなく、その草地の状態が回復するまでの時間に相当する固有の時間だけさかのぼった時間における草食動物の個体数が影響しているであろう。また捕食者被捕食者の系において捕食者の増加率は、その時点における被捕食者の個体数のみによって影響されるのではなく、その時点までに捕食者が捕食した個体数が関係していると考えられる場合もある。この節ではこのような履歴の効果がある二、三の系について、その安定性と周期性について議論を行う。

時間遅れをともなう典型的なモデルは Hutchinson [12] による。

$$\frac{d}{dt} N(t) = rN(t)[1 - N(t-T)/K] \quad (4.1)$$

がある。これは草食動物一種からなる系で、 r は増殖率、 K は carrying capacity であり、草地の回復時間が T である。 $T=0$ であれば (4.1) は logistic 成長の式と一致し、平衡点 $N=K$ は安定である。この型の方程式は Frisch and Holme [3] によってその挙動が解析され、

$$rT < \frac{1}{2\pi}$$

の場合には $N(t)=K$ という平衡点が安定で、逆に

$$rT > \frac{1}{2\pi}$$

のときは、その平衡点が不安定となる。Jones [14] によって、 $N(t)=K$ なる平衡点が不安定な場合にリミットサイクルの解が存在することが示され、Kaplan and Yorke [15]

中島久男

によってそのリミットサイクルが安定であることが示された。

このように時間遅れは平衡点を不安定化する傾向があり、周期的変動をひきおこすことが多い。

過去の影響をより一般的にとり入れた式として次のように各々の時刻における個体数に時間の重みをつけて平均した型

$$\int_{-\infty}^t N(\tau) Q(t-\tau) d\tau \quad (4.2)$$

が考えられる。系(4.1)はこの特殊な場合で

$$Q(t-\tau) = \frac{1}{K} \delta(t-T)$$

である。ただし $\delta(x)$ は Dirac のデルタ関数である。(4.2)の型の項を含む積分微分方程式の解析は難かしいが、関数 $Q(t)$ が指数関数、あるいは多項式と指数関数との積である場合には、系をその積分微分方程式と等価な連立微分方程式に書きなおすことができる。以下ではこのような型の例について系の挙動を解析する。

4-1 時間遅れをともなう自己抑制系

次のような系を考える。

$$\frac{dN(t)}{dt} = \left\{ \epsilon - \beta N(t) - \int_{-\infty}^t N(\tau) Q(t-\tau) d\tau \right\} N(t) \quad (4.3)$$

ただし ϵ は増殖率、 $\beta N(t)$ は履歴をともなわない自己抑制の項である。

まずここで

$$Q(t) = \kappa e^{-rt}$$

とする。すなわち過去の効果は、さかのぼる時間とともに指数的に減少するとする。ここで

$$x(t) = N(t)$$

$$y(t) = \int_{-\infty}^t N(\tau) e^{-r(t-\tau)} d\tau$$

とすると、系(4.3)は次の系と等価となる。

$$\frac{dx}{dt} = (\varepsilon - \beta x - \kappa y)x \quad (4.4)$$

$$\frac{dy}{dt} = -ry + x$$

系(4.4)の正の領域にある平衡点は

$$(x^*, y^*) = \left(\frac{\varepsilon r}{\beta r + \kappa}, \frac{\varepsilon}{\beta r + \kappa} \right) \quad (4.5)$$

で与えられる。ここで、

$$H(x, y) = -x^* \ln \frac{x}{x^*} + (x - x^*) + \frac{\kappa}{2} (y - y^*)^2 \quad (4.6)$$

とすると、その時間微分は

$$\frac{dH}{dt} = -\beta(x - x^*)^2 - r\kappa(y - y^*)^2 \leq 0$$

となり、系は大域的に安定で、全ての解は (x^*, y^*) に漸近する。

履歴効果が、指数関数的に減少する場合は常に安定であって周期解は存在しなかったが、つぎに履歴の効果が、ある固有の時間において強くあらわれるような場合、すなわち関数 $Q(t)$ が一つの極大を持つ場合について考えよう。ここで

$$Q(t) = \kappa \{ e^{-r_1 t} - e^{-r_2 t} \} \quad (4.7)$$

とおく、ただし

$$r_2 > r_1 \quad (4.8)$$

とする。明らかに $t > 0$ に対し $Q(t) > 0$ 、かつ $t = \ln(r_2/r_1)/(r_2 - r_1)$ において極大となっている。ここで

$$x(t) = N(t)$$

$$y(t) = \int_{-\infty}^t N(\tau) e^{-r_2(t-\tau)} d\tau$$

中島久男

$$z(t) = \int_{-\infty}^t N(\tau) \{ e^{-r_1(t-\tau)} - e^{-r_2(t-\tau)} \} d\tau$$

とおくと、系 (4.3) は

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\varepsilon - \beta x - \kappa z) x \\ \frac{dy}{dt} &= -r_2 y + x \\ \frac{dz}{dt} &= -r_1 z + (r_2 - r_1) y \end{aligned} \quad (4.9)$$

となる。系 (4.9) の平衡点は、

$$(0, 0, 0)$$

および

$$(x^*, y^*, z^*) = \left\{ \frac{\varepsilon r_1 r_2}{\beta r_1 r_2 + \kappa(r_2 - r_1)}, \frac{\varepsilon r_2}{\beta r_1 r_2 + \kappa(r_2 - r_1)}, \frac{\varepsilon(r_2 - r_1)}{\beta r_1 r_2 + \kappa(r_2 - r_1)} \right\}$$

の二つである。ここで安定性等の議論をする際の簡単化のため次のような変数とパラメーターの変換を行う。

$$\begin{aligned} X &= x/x^* \\ Y &= y/y^* \\ Z &= z/z^* \\ \beta' &= \beta r_1 r_2 / \{ \beta r_1 r_2 + \kappa(r_2 - r_1) \} \end{aligned} \quad (4.10)$$

これにより系 (4.9) は

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \varepsilon \{ 1 - \beta' X - (1 - \beta') Z \} X \\ \frac{dY}{dt} &= r_2 (-Y + X) \\ \frac{dZ}{dt} &= r_1 (-Z + Y) \end{aligned} \quad (4.11)$$

となり、(4.11) の正の平衡点は (1, 1, 1) となる。(4.11) の平衡点 (1, 1, 1) の安定性を調べるために、この平衡点のまわりで系 (4.11) を線型化する。すなわち

$$X = 1 + \xi$$

$$Y = 1 + \eta$$

$$Z = 1 + \zeta$$

とにおいて、 ξ , η , ζ に関する2次以上の項を無視すると

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= -\varepsilon\beta'\xi - \varepsilon(1-\beta')\zeta \\ \frac{d\eta}{dt} &= r_2\xi - r_2\eta \\ \frac{d\zeta}{dt} &= r_1\eta - r_1\zeta\end{aligned}\tag{4.12}$$

となる。系(4.12)の平衡点(0,0,0)が安定となるための条件は、(4.12)の右辺の係数がつくる行列の固有値の実部が全て負となることである。固有方程式は

$$\lambda^3 + (\beta'\varepsilon + r_1 + r_2)\lambda^2 + \{\beta'\varepsilon(r_1 + r_2) + r_1r_2\}\lambda + r_1r_2\varepsilon = 0\tag{4.13}$$

となる。Routh-Hurwitzの定理[4]によると、(4.13)の根の実部が全て負となるための条件は、以下の不等式が全て成り立つことである。

$$\begin{aligned}\beta'\varepsilon + r_1 + r_2 &> 0 \\ (\beta'\varepsilon + r_1 + r_2)\{\beta'\varepsilon(r_1 + r_2) + r_1r_2\} - r_1r_2\varepsilon &> 0 \\ r_1r_2\varepsilon &> 0\end{aligned}\tag{4.14}$$

(4.14)の一番目と二番目の不等式は常に成り立つので、二番目の不等式が問題となる。この不等式が成り立つ場合には系(4.12)の平衡点は安定で、かつ線型化定理により、系(4.11)の平衡点(1,1,1)が安定となる。すなわち r_1 , r_2 が ε に比して大きい、 β' が1に近い(関係式(4.10)より κ/β が0に近い)場合には正の平衡点が安定となる。

上記の結果は生物学的には、履歴効果の減衰が生物個体群の増加の速さよりも速い場合、または同時的抑制に較べて履歴をとまう抑制の方が小さい場合には、平衡点は安定となると解釈される。

一方、平衡点が不安定な場合には、系(4.3)は $-\beta N(t)$ の項により発散を抑えられているはずであるから周期解の存在が予測される。

三変数以上の力学系における周期解の存在を示す手法には、Hopf-bifurcationの方法

中島久男

[25]と、不動点定理を用いる方法の二つがある。前者は、力学系のあるパラメーターが変化したとき、平衡点が安定渦巻点から不安定渦巻点へと変化する場合、平衡点の近傍に周期解が存在することが示され、その周期解の安定性を判定するアルゴリズムが確立されている。しかしこの議論は、平衡点が安定から不安定に変わる bifurcation の近傍における小さな振幅の周期解の存在に限定されている。後者の手法は、逆に大きな振幅の周期解の存在を示すことができる。ここでは後者の不動点定理を用いる手法で、系 (4.11) の平衡点が不安定なとき周期解が存在することを確かめる。

証明の手順は、まず平衡点を含まず、表面においては系の軌道は全てその中に入るようなドーナツ状の領域を構成する。つぎにそのドーナツ状の領域の一つの断面から出発した軌道が有限時間内に再びその断面をよぎることを示す。最後に不動点定理を用いて周期解の存在を示す。

次の六つの曲面

$$X = 1/\beta', \quad Y = 0, \quad Y = 1/\beta', \quad Z = 0, \quad Z = 1/\beta' \quad (4.15)$$

と

$$K(X, Y) = -\ln X + \frac{\varepsilon(1-\beta')}{r_2} Y + \frac{\varepsilon(1-\beta')}{r_1} Z = \frac{\varepsilon(1-\beta')(r_1 + r_2)}{\beta' r_1 r_2} \quad (4.16)$$

で囲まれる領域は系 (4.11) の confined set となっている。なぜならば、(4.15) の五つの面上では系 (4.11) のベクトルは領域の内部へと向っていることは簡単に示される。(4.16) で与えられる曲面上のベクトルの向きを調べるためには、(4.16) を微分すると、

$$\frac{dK}{dt} = -\varepsilon + \varepsilon X \quad (4.17)$$

となる。(4.16) より $0 \leq Y \leq 1/\beta'$, $0 \leq Z \leq 1/\beta'$ における X の最大値 X_{\max} は

$$X_{\max} = 1$$

となることから、この領域では

$$\frac{dK}{dt} \leq 0$$

モデル生態系における安定性および周期性
となり、ベクトルは内向きとなる。次にこの領域を以下の8つの box に分割する。

- (1) $X < 1$, $Y < 1$, $Z < 1$
- (2) $1 < X$, $Y < 1$, $Z < 1$
- (3) $1 < X$, $1 < Y$, $Z < 1$
- (4) $1 < X$, $1 < Y$, $1 < Z$
- (5) $X < 1$, $1 < Y$, $1 < Z$
- (6) $X < 1$, $Y < 1$, $1 < Z$
- (7) $1 < X$, $Y < 1$, $1 < Z$
- (8) $X < 1$, $1 < Y$, $Z < 1$

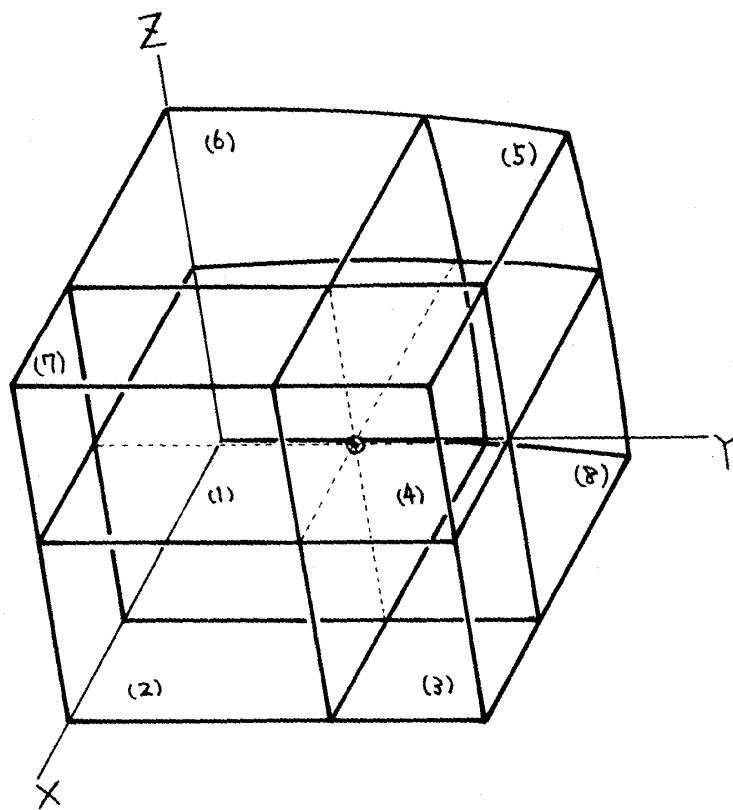


図 2

ここで(7)に着目すると、その表面 $X=1$ において $dX/dt < 0$ となり、その面上の点は時間がたつと(6)に入る。同様にして $Y=1$, $Z=1$ の面上の点は時間がたつと、それぞれ(4), (2)に入る。したがって(7)の中の点は時間がたつと他の(2), (4), (6)のいずれかに

中島久男

入るか、または平衡点 $(1, 1, 1)$ に漸近するかのいずれかである。(8)についても同様の議論から、その中の点は時間がたつとともに他の(1), (3), (5)のいずれかに入るか、あるいは平衡点 $(1, 1, 1)$ に向かうかのいずれかである。ここで(7), (8)を除外する。(1)~(6)の領域はまだ平衡点 $(1, 1, 1)$ を含んでいるので、それを除かなければならない。平衡点の近傍において平衡点へと向かう特異軌道の方法は、いま除外した(7)と(8)を結ぶ方向となっているのが、平衡点の近傍で線型化することによって確められる。(付録D参照)そこでこの特異軌道と、その軸が平衡点で接する円筒でもって平衡点を切り取る。この円筒の半径が十分小さければ、平衡点が不安定だということから、その側面上では系(4.11)のベクトルは領域内部の方向を向いている。これで、前記の性質を満たすドーナツ状の領域が構成できた。

各 box において、ある変数の増加率が定符号すなわち(1)では $dX/dt \geq 0$, (2)では $dY/dt \geq 0$, (3)では $dZ/dt \geq 0$, (4)では $dX/dt \leq 0$, (5)では $dY/dt \leq 0$, (6)では $dZ/dt \leq 0$ であることから、(1)の $X=1$ なる面を F とすると、 F 上から出発した状態点は有限の時間で(1)→(2)→(3)→(4)→(5)→(6)→(1)と各 box をへめぐり、再び F 上に達する。この出発点から再びよぎる点への写像を T とすると、初期値に関する連続性から、写像 T は連続で、かつドーナツ状の領域の外に出ることはないことから T は F から F の中への写像となっている。したがって不動点定理によって、 F 内に少なくとも一個、写像 T に関する不動点が存在する。明らかにこの不動点から出発する解は周期解となる。

安定条件(4.14)から、例えば $\varepsilon = 1$, $r_1 = 0.1$, $r_2 = 0.2$ とすると $\beta' = 0.1$ が安定と不安定の境界の値である。このとき履歴効果と同時的影響の比 κ/β は 1.8 となっている。 $\varepsilon = 1$, $r_1 = 0.1$, $r_2 = 0.2$, $\beta' = 0.09$ における系(4.11)の X の時間変化を数値的に求めた結果が図3に示されている。

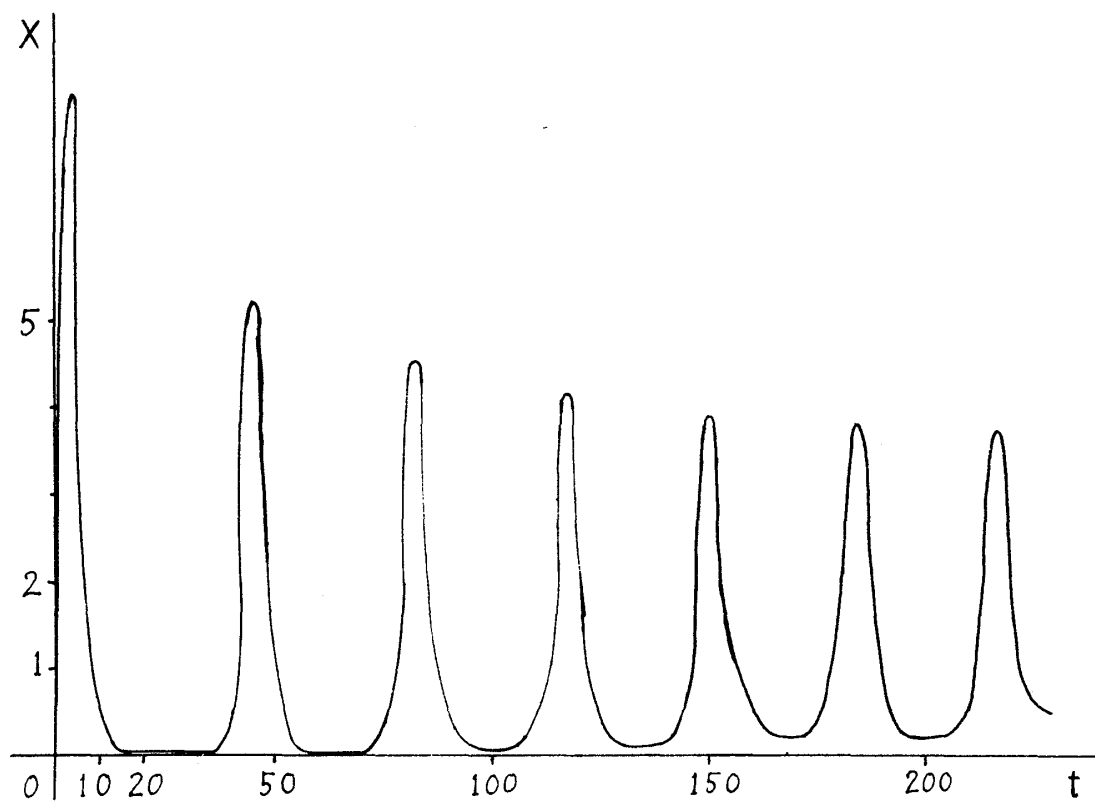


図3 時間遅れをともなう自己抑制系

4-2 時間遅れをともなう捕食者被捕食者系

捕食者被捕食者系

$$\frac{dx}{dt} = (\epsilon_1 - \beta x - a z) x \quad (4.18)$$

$$\frac{dz}{dt} = (-\epsilon_2 + b x) z$$

が安定であることは § 2 で確められた。ここでは Volterra [39] が指摘したように、捕食によって被捕食者の個体数はその瞬間に減少するが、捕食者の個体数がそれによってその時点で増加するのではなく、一個体あたりの増殖率は、これまでに、その個体が捕食した被捕食者の個体数に関係すると考える。すなわち

$$y = \int_{-\infty}^t x(\tau) Q(t-\tau) d\tau$$

中島久男

で定義される y を (4.18) の二番目の式の第二項 x のところに代入した型の系を考える。

ここで

$$Q(t) = e^{-rt}$$

とすると, x, y, z に関する方程式は

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= (\epsilon_1 - \beta x - az)x \\ \frac{dy}{dt} &= -ry + x \\ \frac{dz}{dt} &= (-\epsilon_2 + by)z\end{aligned}\tag{4.19}$$

となる。

これは MacDonald [23] [24] によって導出された系で, 彼は Hopf の方法を用いて局所的な周期解の存在とその安定性の議論を行ったが, ここでは大域的周期解の存在を示そう。系 (4.19) の平衡点は

$$(0, 0, 0), \quad (\epsilon_1/\beta, \epsilon_1/\beta r, 0)\tag{4.20}$$

と

$$(x^*, y^*, z^*) = \left(\frac{r\epsilon_2}{b}, \frac{\epsilon_2}{b}, \frac{\epsilon_1 b - \beta r \epsilon_2}{ab} \right)\tag{4.21}$$

である。 (x^*, y^*, z^*) が正の領域に存在するために,

$$\epsilon_1 b - \beta r \epsilon_2 > 0\tag{4.22}$$

とする。ここで再び変数とパラメーターの変換を行う。

$$\begin{aligned}X &= x/x^* \\ Y &= y/y^* \\ Z &= z/z^* \\ \beta' &= \beta r \epsilon_2 / b\end{aligned}\tag{4.23}$$

X, Y, Z に対する方程式は

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= \{ \epsilon_1 \beta' X - (\epsilon_1 - \beta') Z \} X \\ \frac{dY}{dt} &= r(-Y + X)\end{aligned}\tag{4.24}$$

$$\frac{dZ}{dt} = \varepsilon_2 (-1 + Y) Z$$

となり、平衡点は $(1, 1, 1)$ となる。この平衡点のまわりで (4.24) を線型化すると、その係数がつくる行列の固有方程式は、

$$\lambda^3 + (r + \beta') \lambda^2 + r\beta' \lambda + (\varepsilon_1 - \beta') r \varepsilon_2 = 0 \quad (4.25)$$

となる。固有値の実部が全て負となる条件は

$$\begin{aligned} r + \beta' &> 0 \\ \beta' (r + \beta') - \varepsilon_2 (\varepsilon_1 - \beta') &> 0 \\ (\varepsilon_1 - \beta') r \varepsilon_2 &> 0 \end{aligned} \quad (4.26)$$

である。条件 (4.22) より、 $\varepsilon_1 > \beta'$ となるから、(4.26) の一番目と二番目の不等式は常に成立している。二番目の不等式が満されていれば、系 (4.24) の平衡点は安定となる。さらにその平衡点が不安定な場合、前回と同様にして周期解の存在を示すことができる。

次の六つの面で囲まれる領域は系 (4.24) の confined set となっている。(証明は付録 E)

$$X = \varepsilon_1 / \beta', \quad Y = 0, \quad Y = \varepsilon_1 / \beta' \quad (4.27)$$

$$K_1(X, Y, Z) = z f(X) g(Y) = K_1^0 \quad (4.28)$$

$$\begin{aligned} \text{ただし} \quad f(X) &= \frac{1}{2} & 0 \leq X \leq \frac{1}{2} \\ &= X & \frac{1}{2} < X \leq \varepsilon_1 / \beta' \\ g(Y) &= \left(\frac{1}{2}\right)^{-\frac{\varepsilon_2}{2r}} e^{\frac{\varepsilon_2}{r}} Y, & 0 \leq Y \leq 1 \\ &= \left(Y - \frac{1}{2}\right)^{-\frac{\varepsilon_2}{2r}} e^{\frac{\varepsilon_2}{r} Y}, & 1 \leq Y \leq \varepsilon_1 / \beta' \end{aligned}$$

$$K_2(X, Y, Z) = -\ln X + \alpha_0 Y + \frac{\varepsilon_1 - \beta'}{\varepsilon_2} Z = K_2^0 \quad (4.29)$$

$$K_3(X, Y, Z) = -\ln X - \frac{\beta'}{r} Y - \frac{\beta'}{\varepsilon_2} \ln Z = K_3^0 \quad (4.30)$$

中島久男

ここに K_1^0 , K_2^0 , K_3^0 および α_0 の値は付録 E で与えられているのでそれを参照されたい。

この領域は $(1, 1, 1)$ 以外の平衡点を含んでいないので, 4-1 で行った方法と全く同じやり方で, 8 つの box に分割し, 平衡点を円筒でくりぬき, 周期解の存在を示すことができる。

§ 5 三 種 系 の 挙 動

三種系に関する解析は、これまでそれほど多くの研究はなされていない。その理由の一つには、着目する種の個体変動に対する影響のうちで一番顕著なものを取りあげ、他の影響はその種の個体数変動とはあまり関係しない一定の状態にある一つの環境因子とみなして考える場合が多かった。そして、その二種間相互作用の様式が二種の個体群変動にいかに影響するかを解析してきた。さらに複数種間の相互作用を考慮する場合には、各種の生態学的挙動の個性を平均化した、いわゆる多種系としての解析が多く行われてきた。三種系の解析があまり行われなかったもう一つの理由は数学的取り扱いの困難さ複雑さによるところも大きい。微分方程式系の解の性質において、二変数系と三変数系では大きな差異があり、また二変数系に比べて三変数系では理論的解析が系統的に完備されていない。

前節で解析した時間遅れをともなう系は、微分方程式に帰着できるものを取り扱ったが、本質的には三変数系の解析となっている。§ 1 の捕食者被捕食者の系では、平衡点が不安定となり周期解が出現するためには、Allee 効果やスイッチング機構が必要であったが、三変数系では、各変数間の相互作用の形式が単純な場合においても、そのような挙動をする場合があることを前節で示した。

本節では、捕食者が二種類の被捕食者を、その個体数に応じて捕食率を変えて摂食するという、本質的な三種系と、二種競争系とは異った振舞が出現する三種競争系について考察する。

5-1 二種の生物を捕食する際のスイッチング効果 [34]

三種生物の Volterra 系では、正の領域に三種共存する平衡点は存在せず、一種が滅亡して残り二種の系となる。すなわちその例として次のような一捕食者二被捕食者の Volterra 系

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= (\epsilon_1 - az)x \\ \frac{dy}{dt} &= (\epsilon_2 - bz)y\end{aligned}\tag{5.1}$$

中島久男

$$\frac{dz}{dt} = (-\epsilon_3 + ax + by)z$$

を考える。(5.1)の平衡点は

$$(0, 0, 0), (\epsilon_3/a, 0, \epsilon_1/a), (0, \epsilon_3/b, \epsilon_2/b)$$

で三種共存の平衡点は存在しない。ここで、

$$\frac{\epsilon_1}{a} > \frac{\epsilon_2}{b} \quad (5.2)$$

と仮定する。このとき次の関数Hを考える。

$$H = -\frac{\epsilon_3}{a} \ln \frac{ax}{\epsilon_3} + x - \frac{\epsilon_3}{a} + y - \frac{\epsilon_1}{a} \ln \frac{az}{\epsilon_1} + z - \frac{\epsilon_1}{a} \quad (5.3)$$

(5.3)を時間で微分すると、

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \left(a \frac{\epsilon_1}{a} - z\right) \left(x - \frac{\epsilon_3}{a}\right) + (\epsilon_2 - bz)y + a \left(x - \frac{\epsilon_3}{a}\right) \left(z - \frac{\epsilon_1}{a}\right) + by \left(z - \frac{\epsilon_1}{a}\right) \\ &= b \left(\frac{\epsilon_2}{b} - \frac{\epsilon_1}{a}\right)y \leq 0 \end{aligned}$$

となる。(5.3)のHの型からyが減亡しx, zの二種系となるのがわかる。仮定(5.2)とは逆に

$$\frac{\epsilon_1}{a} < \frac{\epsilon_2}{b}$$

とすれば、上と全く同様な議論からxが減亡しyとzの二種系となる。このように捕食率と増殖率の比のアンバランスから被捕食者一種が減亡し残り二種の系へと移行していく。

つぎに上と同様に二種の被捕食者x, yを一種の捕食者zが捕食する系を解析するが、捕食者一個体がそれぞれの被捕食者を捕食する量を $k_1(x, y)x$, $k_2(x, y)y$ とすると、それらの比

$$\frac{k_1(x, y)x}{k_2(x, y)y} \quad (5.4)$$

がx/yに比例せず、被捕食者の多い方をより多く捕食するというスイッチング機構のある系を考察する。

$$k_1(x, y) = ak\left(\frac{y}{x}\right) = \frac{a}{1 + \left(\frac{y}{x}\right)^n} \quad (5.5)$$

$$k_2(x, y) = bk\left(\frac{x}{y}\right) = \frac{b}{1 + \left(\frac{x}{y}\right)^n}$$

とおく。n が大きい程スイッチングの切り替が鋭くなるが、以下では $n = 1$ の場合について解析を行う。力学系は

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \left(\epsilon_1 - \frac{axz}{x+y} \right) x \\ \frac{dy}{dt} &= \left(\epsilon_2 - \frac{byz}{x+y} \right) y \\ \frac{dz}{dt} &= \left(-\epsilon_3 + \frac{ax^2 + by^2}{x+y} \right) z \end{aligned} \quad (5.6)$$

となる。(5.6)の平衡点は

$$(0, 0, 0), (0, \epsilon_3/b, \epsilon_2/b), (\epsilon_3/a, 0, \epsilon_1/a)$$

と三種が共存する

$$(x^*, y^*, z^*) = \left\{ \frac{\epsilon_1 \epsilon_3 (b\epsilon_1 + a\epsilon_2)}{a(b\epsilon_1^2 + a\epsilon_2^2)}, \frac{\epsilon_2 \epsilon_3 (b\epsilon_1 + a\epsilon_2)}{b(b\epsilon_1^2 + a\epsilon_2^2)}, \frac{b\epsilon_1 + a\epsilon_2}{ab} \right\} \quad (5.7)$$

である。平衡点 (x^*, y^*, z^*) の安定性を調べるために、(5.6)を平衡点の近傍で線型化する。その係数行列は

$$\begin{pmatrix} -a \frac{x^* y^* z^*}{(x^* + y^*)^2}, & a \frac{x^{*2} z^*}{(x^* + y^*)}, & -a \frac{x^{*2}}{x^* + y^*} \\ b \frac{y^{*2} z^*}{(x^* + y^*)^2}, & -b \frac{x^* y^* z^*}{(x^* + y^*)^2}, & -b \frac{y^{*2}}{x^* + y^*} \\ \frac{2ax^*(x^* + y^*) - (ax^{*2} + by^{*2})}{(x^* + y^*)^2} z^*, & \frac{2by^*(x^* + y^*) - (ax^{*2} + by^{*2})}{(x^* + y^*)^2} z^*, & 0 \end{pmatrix}$$

となる。この行列の固有値方程式は

$$\lambda^3 + a_1 \lambda^2 + a_2 \lambda + a_3 = 0 \quad (5.9)$$

中島久男

ただし,

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{(a+b)x^*y^*z^*}{(x^*+y^*)^2} \\ a_2 &= \frac{z^*}{(x^*+y^*)^3} (a^2x^{*4} + 2a^2x^{*3}y^* - 2abx^{*2}y^{*2} + 2b^2x^*y^{*3} + b^2y^{*4}) \\ a_3 &= \frac{abx^*y^*z^{*2}}{(x^*+y^*)^3} (ax^{*2} + by^{*2}) \end{aligned}$$

となる。(5.9)の根の実部が全て負であるための条件は、Routh-Hurwitzの定理により,

$$a_1 > 0, \quad a_1a_2 - a_3 > 0, \quad a_3 > 0$$

であるが、一番目と三番目の不等式は明らかに成立している。二番目の式を求めると,

$$\begin{aligned} a_1a_2 - a_3 &= \frac{x^*y^*z^{*2}}{(x^*+y^*)^5} \{ a^3x^{*4} + 2a^3x^{*3}y^* - 3ab(a+b)x^{*2}y^{*2} \\ &\quad + 2b^3x^*y^{*3} + b^3y^{*4} \} \end{aligned} \quad (5.10)$$

ここで $X^* = ax^*$, $Y^* = by^*$ とすると (5.10) は,

$$\begin{aligned} a_1a_2 - a_3 &= \frac{x^*y^*z^{*2}}{(x^*+y^*)^5} (X^* - Y^*)^2 \{ X^*x^* + 2(X^*y^* + x^*Y^*) \\ &\quad + Y^*y^* \} \geq 0 \end{aligned} \quad (5.11)$$

となる。このことから $X^* \neq Y^*$ のとき、系(5.6)の共存平衡点が安定となることが示された。

$X^* = Y^*$ の場合、固有方程式(5.9)は一つの負の実根と、互いに共役な純虚数の根を持つ。このことから、その場合の系の挙動に関しては線型化された系からは何も知ることはできない。さて関係 $X^* = Y^*$ は(5.7)から $\epsilon_1 = \epsilon_2$ と同値である。すなわち二種の被捕食生物の増殖率が等しい場合に相当している。

ここで、次のような関数 H を考える。

$$H = -x^* \ln \frac{x}{x^*} + (x - x^*) - y^* \ln \frac{y}{y^*} + (y - y^*) - z^* \ln \frac{z}{z^*} + (z - z^*) \quad (5.12)$$

(5.12)を時間に関して微分すると,

$$\frac{dH}{dt} = \frac{\epsilon_2 X - \epsilon_1 Y}{bX + aY} \left\{ \frac{ab\epsilon_3(\epsilon_1 - \epsilon_2)}{b\epsilon_1^2 + a\epsilon_2^2} Z - (X - Y) \right\}$$

となる。ただし $X = ax$, $Y = by$ とする。ここで $\epsilon_1 = \epsilon_2 = \epsilon$ とすると

$$\frac{dH}{dt} = - \frac{\epsilon(X - Y)^2}{bX + aY} \leq 0 \quad (5.13)$$

となる。しかし (5.13) から平衡点が漸近安定と結論することはできない。すなわち $X = Y$ なる面上で、関数 H の値が保存していて、Volterra 系 (2.1) にあらわれるような中立安定な閉軌道が存在する可能性が残されている。つぎに関数 H_1 を

$$H_1 = \frac{by}{ax} \quad (5.14)$$

と定義する。(5.14) を時間に関して微分すると、

$$\frac{dH_1}{dt} = - \frac{ax - by}{x + y} \frac{by}{ax} z = - \frac{by}{x + y} \left(1 - \frac{by}{ax} \right) z \quad (5.15)$$

となり、 H_1 は時間とともに 1 に近づく。すなわち系 (5.6) の軌道は時間とともに $ax = by$ なる面へと近づいてゆく。このとき軌道は平衡点へと向うのではなく、面 $ax = by$ 上の中立安定な周期解へと近づく。(証明は付録 F)。

このように、捕食にスイッチングの機構がある場合には、それが被捕食者の絶滅を防ぐはたらきがあり、系を安定化し、三種共存状態が可能となることが確められた。

5-2 三種競争系

§ 3 では二種競争系における二種共存の条件を考察したが、二種系では周期解が存在しないことが示された。ここでは三種競争系において、二種系とは異った挙動が現われることについて議論する。

May and Leonard [27] によって三種競争系における興味ある例が示された。その系において、三種共存の平衡点が安定から不安定にかわるとき、その境界の状況では、中立安定な周期解が存在し、5-1 の系と同様に解はその周期解に漸近していく。またさらに、その平衡点が不安定となった場合には、単に一種が滅亡するというのではなく、三種の生物のうちのある種が圧倒的に多く他の二種の個体数が少いという状態を三種が交互に繰り返し、かつその交替する周期が時間とともに増加していくという、二種系と

中島久男

は全く異った挙動を示す。

Smale [31] によって n 種からなる競争系

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n)x_i \quad (i=1, \dots, n) \quad (5.16)$$

において

(i) $x_i > 0$ において任意の i, j の対に対して,

$$\frac{\partial f_i}{\partial x_j} < 0$$

(ii) ある正の数 K が存在して $\|x\| > K$ のとき

$$f_i(x_1, \dots, x_n) < 0 \quad (i=1, \dots, n)$$

という制限を課しただけでは、関数 $f_i(x)$ のとり方によって任意の解を持つようにすることができることが示された。すなわち n 種系では $n-1$ 次元多様体上の任意の力学系を構成することが可能である。このことから、三種系において、二次元系であらわれるような周期解を持つ系を作り出すことが可能である、ここで Volterra 型の競争系で周期解が存在することを示そう。

Cyclic な競争関係のある系

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (\epsilon_1 - \beta_1 x - r_1 z)x \\ \frac{dy}{dt} &= (\epsilon_2 - \beta_2 y - r_2 x)y \\ \frac{dz}{dt} &= (\epsilon_3 - \beta_3 z - r_3 y)z \end{aligned} \quad (5.17)$$

を考える。ここで次のような変数とパラメーターの変換をすると、

$$\begin{aligned} X &= \beta_1 x, \quad Y = \beta_2 y, \quad Z = \beta_3 z \\ r'_1 &= r_1/\beta_3, \quad r'_2 = r_2/\beta_1, \quad r'_3 = r_3/\beta_2 \end{aligned} \quad (5.18)$$

X, Y, Z に関する方程式は

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= (\epsilon_1 - X - r'_1 Z)X \\ \frac{dY}{dt} &= (\epsilon_2 - Y - r'_2 X)Y \end{aligned} \quad (5.19)$$

$$\frac{dZ}{dt} = (\epsilon_3 - Z - r'_3 Y) Z$$

となる。ここで

$$\epsilon_1 r'_2 < \epsilon_2, \quad \epsilon_2 r'_3 < \epsilon_3, \quad \epsilon_1 - r'_1 \epsilon_3 + r'_1 r'_3 \epsilon_2 > 0 \quad (5.20)$$

と仮定する。系 (5.19) の平衡点は

$$\begin{aligned} & (0, 0, 0), \quad (\epsilon_1, 0, 0), \quad (0, \epsilon_2, 0), \quad (0, 0, \epsilon_3) \\ & (\epsilon_1, \epsilon_2 - r'_2 \epsilon_1, 0), \quad (\epsilon_1 - r'_1 \epsilon_3, 0, \epsilon_3), \quad (0, \epsilon_2, \epsilon_3 - \epsilon_2 r'_3) \end{aligned} \quad (5.21)$$

と三種共存の平衡点

$$(X^*, Y^*, Z^*) = \left(\frac{\epsilon_1 - r'_1 \epsilon_3 + r'_1 r'_3 \epsilon_2}{1 + r'_1 r'_2 r'_3}, \frac{r'_1 r'_3 \epsilon_3 + \epsilon_2 - r'_2 \epsilon_1}{1 + r'_1 r'_2 r'_3}, \frac{\epsilon_3 - r'_3 \epsilon_2 + r'_2 r'_3 \epsilon_1}{1 + r'_1 r'_2 r'_3} \right) \quad (5.22)$$

がある。

ここで

$$0 \leq x \leq \epsilon_1, \quad \epsilon_2 - r'_2 \epsilon_1 \leq y \leq \epsilon_2, \quad \epsilon_3 - r'_3 \epsilon_2 \leq z < \epsilon_3 \quad (5.23)$$

なる領域は明らかに系 (5.19) の confined set となっている。この領域には平衡点 (x^* , y^* , z^*) 以外にもう一つ ($0, \epsilon_2, \epsilon_3 - \epsilon_2 r'_3$) があるので、周期解の存在を示すためには、この平衡点を含まない confined set を構成しなければならない。そのために関数 $H(X, Y, Z)$ を

$$H(X, Y, Z) = -\ln X - r'_1 r'_3 \ln Y + r'_1 \ln Z \quad (5.24)$$

とする。 $H(X, Y, Z) = K_0$ なる面上でのベクトルの方向をみるために、 H を時間で微分すると、

$$\frac{dH}{dt} = -\epsilon_1 + r'_1 \epsilon_3 - r'_1 r'_3 \epsilon_2 + (1 + r'_1 r'_2 r'_3) X, \quad (5.25)$$

となる。ここで $H = K_0$ なる面上における X の最大値は (5.23) と (5.22) より

$$X_{\max} = \frac{\epsilon_3^{r'_1}}{(\epsilon_2 - r'_2 \epsilon_1)^{r'_1 r'_3}} e^{-K_0}$$

となる。ここで K_0 を十分大きくすると X_{\max} はいくらでも零に近づくことができる。一方 (5.25) の右辺の定数項は (5.20) の仮定により負であるから

$$\frac{dH}{dt} \leq 0$$

となる K_0 をとることができる。したがって $H=K_0$ で区切ることによって、平衡点は (X^*, Y^*, Z^*) だけを含む新たな confined set が構成できた。

ここで次のように、この confined set を 8 つの box に分割する。

$$\begin{aligned} (1) \quad & X^* < X \quad , \quad Y < Y^* \quad , \quad Z < Z^* \\ (2) \quad & X^* < X \quad , \quad Y < Y^* \quad , \quad Z^* < Z \\ (3) \quad & X < X^* \quad , \quad Y < Y^* \quad , \quad Z^* < Z \\ (4) \quad & X < X^* \quad , \quad Y^* < Y \quad , \quad Z^* < Z \\ (5) \quad & X < X^* \quad , \quad Y^* < Y \quad , \quad Z < Z^* \\ (6) \quad & X^* < X \quad , \quad Y^* < Y \quad , \quad Z < Z^* \\ (7) \quad & X^* < X \quad , \quad Y^* < Y \quad , \quad Z^* < Z \\ (8) \quad & X < X^* \quad , \quad Y < Y^* \quad , \quad Z < Z^* \end{aligned} \tag{5.26}$$

この分割は、前節の時間遅れがある系が周期解を持つことの証明で行ったものと、box の番号の付け方が異っていることに注意されたい。

以後の手続きは前節における証明と全く同じで(1)~(6)の box が含んでいる唯一の平衡点を、(7), (8)をむすぶ方向に軸を持つ円筒で切りとり、それによって構成されたドーナツ状の領域を、系(5.19)の状態点は(1)→(2)→(3)→(4)→(5)→(6)→(1)の順でへめぐり、不動点定理を用いて周期解の存在を示すことができる。すなわち系(5.17)または(5.19)の三種共存の平衡点が不安定な場合には、周期解が存在する。

そこで、平衡点(5.22)の安定性を調べよう。系(5.19)を平衡点(5.22)のまわりで線型化すると、その係数がつくる行列の固有方程式は

$$\begin{aligned} \lambda^3 + (X^* + Y^* + Z^*) \lambda^2 + (X^* Y^* + Y^* Z^* + Z^* Y^*) \lambda + X^* Y^* Z^* (1 + r'_1 r'_2 r'_3) \\ = 0 \end{aligned} \tag{5.28}$$

となる。Routh-Hurwitz の定理により方程式(5.28)の根の実部が全て負となるための条件は、

$$X^* + Y^* + Z^* > 0$$

$$(X^* + Y^* + Z^*)(X^*Y^* + Y^*Z^* + Z^*X^*) - X^*Y^*Z^*(1 + r'_1 r'_2 r'_3) > 0$$

$$X^*Y^*Z^*(1 + r'_1 r'_2 r'_3) > 0 \quad (5.29)$$

の三つの不等式が全て満たされることである。(5.29)の一番目と三番目の不等式は常に成り立っているが、二番目の左辺は $r'_1 r'_2 r'_3$ が十分大きい場合には負となることがある。 $(r'_1 r'_2 r'_3 < 2$ の場合には二番目の不等式が成立して、三種共存の平衡点は安定となる。これは § 3 における二種共存が安定であるための条件と対応している)。実際に、例として、

$$\epsilon_1 = 1 + r'_1, \quad \epsilon_2 = 1 + r'_2, \quad \epsilon_3 = 1 + r'_3 \quad (5.30)$$

とおくと

$$(X^*, Y^*, Z^*) = (1, 1, 1)$$

となり、したがって(5.29)の二番目の不等式の左辺は

$$8 - r'_1 r'_2 r'_3 \quad (5.31)$$

となる。(5.31)が負となる条件と(5.20)の条件から

$$\begin{aligned} r'_1 r'_2 < 1, \quad r'_2 r'_3 < 1, \\ r'_1 r'_2 r'_3 > 8 \end{aligned} \quad (5.32)$$

となる。この不等式(5.32)は r'_2 が小さく、 r'_1, r'_3 が大きい場合に成立する。図4は $r'_1 = 9, r'_2 = 0.1, r'_3 = 9$ の場合について数値計算によって得られた X, Y, Z の時間的変動である。

このように、三種競争系において周期解が存在することが示されたが、条件(5.20)は、二種のみが存在するところ

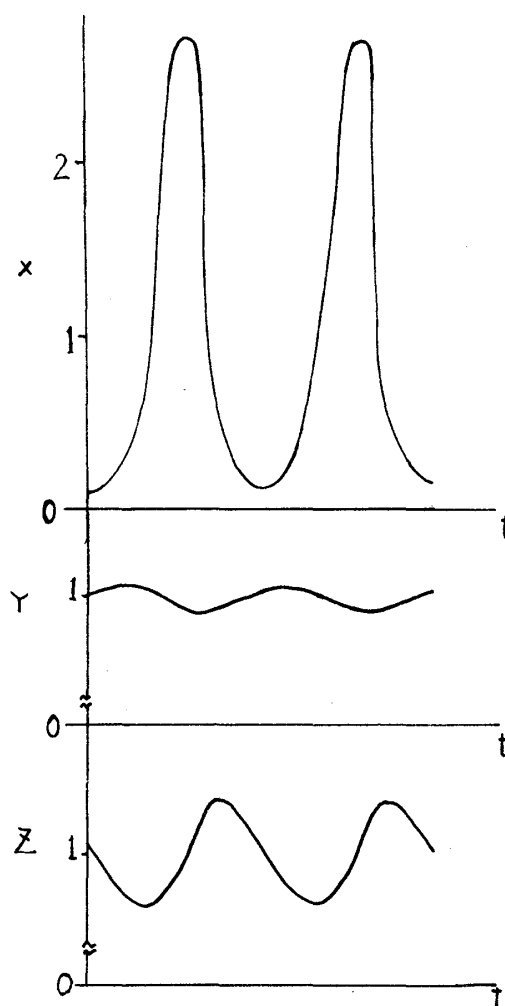


図4 三種競争系における周期解

中島久男

へ他の一種が，浸入してきた場合（浸入個体数が小さくとも）系の状態が，その浸入種の個体数が増加する方向へと変化していくための一つの十分条件となっている。このような浸入可能という意味において，X，Y，Z座標系の各軸上や面上の平衡点が不安定な場合には，上記のように，それらの平衡点を含まないような confined set がとれた。これは三種共存が，個体数が時間的に変化しない安定な平衡状態にある場合だけでなく，時間的にそれらの個体数が変動しながら実現されることもあることを示している。一般の Volterra型の競争系

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= (\epsilon_1 - \beta_1 x - \delta_1 y - r_1 z) x \\ \frac{dy}{dt} &= (\epsilon_2 - \beta_2 y - \delta_2 z - r_2 x) y \\ \frac{dz}{dt} &= (\epsilon_3 - \beta_3 z - \delta_3 x - r_3 y) z\end{aligned}\tag{5.33}$$

において，上記のように，一種あるいは二種のみが存在する平衡点が，他の種に対して浸入可能であるという意味でそれらの平衡点全てが不安定であったならば，三種共存の平衡点が安定か不安定化によらず，三種共存の状態が実現される。

§ 6 捕食被捕食関係にある多種系の安定性 [35]

前節までは、二種および三種からなる系の安定性、周期性を色々な場合について解析してきたが、本節では多種の生物が、捕食被捕食の関係で相互作用をしている系の安定性を、平衡状態の安定性という観点から解析を行う。

Elton [2] によって生態系はその構造が複雑になればなるほど安定となると言われ、以後多くの生態学者によって、生態系の複雑さと安定性の間の関係について議論されてきた。Gardner and Ashby [5] と May [26] は生態系を記述する微分方程式をその平衡点のまわりで線型化したときの係数がつくる行列が安定行列であるかどうかの解析を行い、系の安定性を議論している。そこでは種間相互作用に起因する行列の非対角要素の値が確率的に与えられた場合には、種間の相互作用のつながり方が増すにつれて行列が不安定行列となる確率が1に近づくことが示された。これは生態系の安定性を微分方程式系の平衡点の安定性という観点からみると、Elton の結論と逆の結論が導かれたことになる。

本節では捕食被捕食の関係にある多種の生物からなる系について、平衡点の近傍で線型化し、その線型系に対し、ある二次関数が Lyapunov 関数となるかどうかの判定を行い、系が安定となるための、各相互作用の係数と系内における相互作用の結びつきの数との関係を導いた。

まず最初に、一般化された多種の Volterra 系

$$\frac{dx_i}{dt} = \{ \epsilon_i(x_i) - \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} x_j \} x_i \quad (i = 1, \dots, n) \quad (6.1)$$

を考える。ここで $\epsilon_i(x_i)$ は種 i の増殖率で x_i に関して単調減少であるとする。さらに α_{ij} が反対称すなわち

$$\alpha_{ij} = -\alpha_{ji} \quad (6.1)$$

とすると、多種系に対する Volterra の保存量

$$= \sum_{i=1}^n \left(-x_i^* \ln \frac{x_i}{x_i^*} + x_i - x_i^* \right) \quad (6.1)$$

(ただし $\{x_i^*\}$ は系 (6.1) の平衡点とする) は系 (6.1) の Lyapunov 関数となって

中島久男

いる。すなわち

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= \sum_{i=1}^n \left[\{ \epsilon_i(x_i) - \epsilon_i(x_i^*) \} + \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} (x_j - x_j^*) \right] (x_i - x_i^*) \\ &= \sum_{i=1}^n \{ \epsilon_i(x_i) - \epsilon_i(x_i^*) \} (x_i - x_i^*) \leq 0\end{aligned}$$

となる。このことから平衡点 (x_1^*, \dots, x_n^*) は安定で、かつ系は大域的に安定となっている。条件 (6.2) はかなり強い制限となっているが、捕食被捕食の関係が図5のよう

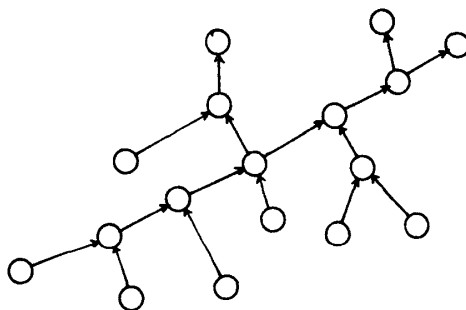


図5 ループのない食物連鎖

に枝わかれしているだけで、loop 状のつながり方が無い場合には、各変数 x_i に適当な定数を掛けて変数を変換すれば、新たな変数に関する微分方程式にあらわれる係数を反対称とすることができる。(付録G参照)。

つぎに摂食の係数が定数ではない場合や、捕食被捕食の関係に loop がある場合をふくむ一般的な系についての安定性を考察する。ここで系は

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n)x_i \quad (i = 1, \dots, n) \quad (5.4)$$

とし、平衡点 (x_1^*, \dots, x_n^*) が正の領域にあると仮定する。さらに系 (6.4) をその平衡点のまわりで線型化して、その方程式を

$$\frac{d\xi_i}{dt} = \sum_{j=1}^n a_{ij} \xi_j \quad (6.5)$$

とする。ただし

$$a_{ij} = x_i^* \frac{\partial f_i(x_1^*, \dots, x_n^*)}{\partial x_j^*} \quad (6.6)$$

である。種 i と種 j との間に捕食被捕食の関係があれば、明らかに

$$a_{ij} a_{ji} < 0 \quad (j \neq i)$$

であるから、一般に

$$a_{ij} a_{ji} \leq 0 \quad (j \neq i) \quad (6.7)$$

が成り立つ。またここで

$$a_{ii} < 0 \quad (6.8)$$

と仮定する。(平衡点において自己抑制的であるとする。) Quark and Ruppert [29] によって、(6.7)と(6.8)が満たされ、かつ相互作用関係のつながり方に loop が無い場合には、系(6.5)は安定となり、すなわち元の系(6.4)の平衡点(x_1^*, \dots, x_n^*)が安定となることが示されている。

ここで、捕食被捕食の関係の連鎖に loop がある場合、系の各々の種を loop structure group (LSG) と branched chain structure group (BSG) の二種類のグループに分解する。系の各々の種を点とし、捕食被捕食の関係にあるものどうしを線分で結んだとき、ある種から出発して、いくつかの種に対応する点を通り、かつ同じ線分を二度通ることなく元の出発点に戻ることができたとき、その出発点は LSG 内の要素とする。もちろん、上記の道筋上にある点も LSG に属する。つぎに LSG 内の各要素を次のようにして類別する。まず LSG 内の一つの要素から出発して上記のひと筆書きの要領で戻るとき、その道筋上の要素は全て同じ LSG 内の要素とする。さてこの類別に従っていくつかの LSG ができるが、さらに各 LSG のうちで直接線分につながれているもの(二つの LSG をむすぶ線分上に、それら LSG 以外の要素が介在していない場合)は、一つの LSG となす。ここで LSG の数を N とする。LSG 以外の要素は BSG の要素とする。BSG 内の要素は、系から全ての LSG を除いたとき、線分でむすばれているものを同一の BSG の要素として BSG を類別する。BSG の数を M とする。このように LSG と BSG に分割すると、隣あった LSG は一つの BSG で結ばれ、また隣あった BSG

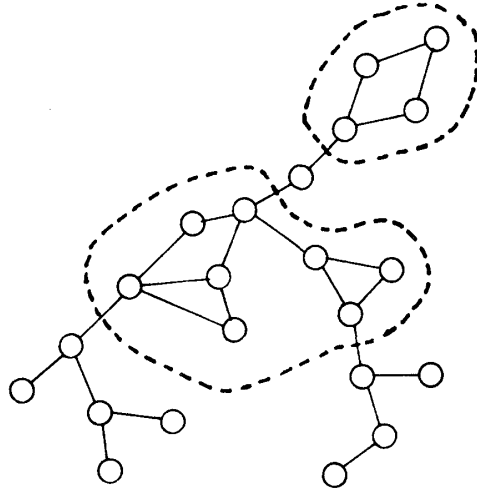


図6 点線で囲まれた2つのLSGが存在している。

は一つLSGで結ばれている。(図6参照)

k 番目のLSGの中の要素を n_k とし, i 番目の要素を η_i^k とする。また l 番目のBSGの中の要素の数を m_l とし j 番目の要素を ζ_j^l とする。各々の変数の方程式は

$$\frac{d}{dt} \eta_i^k = \sum_{j=1}^{n_k} a_{ij}^{kk} \eta_j^k + \sum_{l=1}^M \sum_{j=1}^{m_l} b_{ij}^{kl} \zeta_j^l \quad (6.9)$$

$$\frac{d}{dt} \zeta_j^h = \sum_{l=1}^N \sum_{i=1}^{n_l} c_{ji}^{hl} \eta_i^l + \sum_{i=1}^{m_h} d_{ji}^{hh} \zeta_i^h$$

となる。ここで(6.7)に相当する関係式は,

$$a_{ij}^{kk} a_{ji}^{kk} \leq 0 \quad (i \neq j)$$

$$b_{ij}^{kh} b_{ji}^{hk} \leq 0 \quad (6.10)$$

$$d_{ij}^{hh} d_{ji}^{hh} \leq 0 \quad (i \neq j)$$

となる。系(6.9)の安定性を調べるために, 次のような関数を考える。

$$H = \frac{1}{2} \sum_{k=1}^N \sum_{i=1}^{n_k} \alpha_i^k (\eta_i^k)^2 + \frac{1}{2} \sum_{h=1}^M \sum_{j=1}^{m_h} \beta_j^h (\zeta_j^h)^2 \quad (6.10)$$

ただし α_i^k, β_j^h は正の定数とする。明らかに

$$H \geq 0$$

であり零となるのは原点のみである。H の時間微分は

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} = & \sum_k \sum_{i,j}^m \alpha_i^k a_{ij}^{kk} \eta_i^k \eta_j^k + \sum_h \sum_k \sum_j^m \sum_i^n (\alpha_i^k b_{ij}^{kh} + \beta_j^h c_{ji}^{hk}) \eta_i^k \zeta_j^h \\ & + \sum_h \sum_j^m \beta_j^h d_{jj}^{hh} (\zeta_j^h)^2 + \sum_h \sum_{i>j}^m (\beta_i^h d_{ij}^{hh} + \beta_j^h d_{ji}^{hh}) \zeta_i^h \zeta_j^h \end{aligned} \quad (6.12)$$

となる。さてここでもし

$$\begin{aligned} \alpha_i^k b_{ij}^{kh} + \beta_j^h c_{ji}^{hk} &= 0 \\ \beta_i^h d_{ji}^{hh} + \beta_j^h d_{ji}^{hh} &= 0 \quad (i \neq j) \\ \alpha_i^k &= \alpha^k \end{aligned} \quad (6.13)$$

となる正の α_i^k , β_j^h が存在したとすれば式 (6.13) は

$$\frac{dH}{dt} = \sum_k \sum_{i,j}^n \alpha^k a_{ij}^{kk} \eta_i^k \eta_j^k + \sum_h \sum_j^m \beta_j^h d_{jj}^{hh} (\zeta_j^h)^2 \quad (6.14)$$

となる。さらにもし d_{jj}^{hh} が全ての h と j に関して負で、かつ全ての k に対し行列 $A^k = \{a_{ij}^{kk}\}$ が負定符号であれば、(6.14) は負定符号となり、(6.11) で与えられる関数 H が系 (6.9) の Lyapunov 関数となり、系 (6.9) は安定となる。

条件 (6.13) を満たす α_i^k , β_j^k の存在は付録 H で示されている。ここでは A^k が負定符号となる十分条件について考察しよう。 k 番目の L S G 内の i 番目の要素が直接結びついている要素の数を l_i とすると、

$$\sum_{i,j} \eta_i a_{ij} \eta_j = \sum_{\{i,j\}} \left\{ \left[\frac{a_{ii}}{l_i} \eta_i^2 + \frac{a_{jj}}{l_j} \eta_j^2 \right] + [(a_{ij} + a_{ji}) \eta_i \eta_j] \right\} \quad (6.15)$$

となる。ただし $\sum_{\{i,j\}}$ は直接線分で結ばれている対についての和を意味する。もし全ての i に対し $a_{ii} \neq 0$ とすれば (6.15) は

$$\sum_{\{i,j\}} \left\{ \frac{a_{ii}}{l_i} \left[\eta_i + \frac{l_i (a_{ij} + a_{ji})}{2a_{ii}} \eta_j \right]^2 + \frac{\eta_j^2}{a_{ii}} \left[\frac{a_{ii} a_{jj}}{l_j} - \frac{1}{4} l_i (a_{ij} + a_{ji})^2 \right] \right\} \quad (6.16)$$

中島久男

となる。従って

$$\begin{array}{l} a_{ii} < 0 \\ \text{かつ} \quad \sqrt{a_{ii} a_{jj}} \geq \sqrt{l_i l_j} \frac{|a_{ij} + a_{ji}|}{2} \end{array} \quad (6.17)$$

であれば二次形式は負定符号となる。(6.17)の意味は、任意の二種の自己抑制の係数の幾何平均が、相互作用の係数の算術平均に各々の結合数の積の平方根を掛けたものよりも大きいことである。これは自己抑制が大きくかつ、各種の結合数が小さければ、系が安定となることを意味している。逆に一種あたりの結合数が大きい場合には自己抑制がそれに対応して強くなければ(6.16)は負定符号とはなりえないので、系は不安定となる。これは May が確率的に導いた結論と傾向が一致している。

付

録

A. Allee 型の系における大域的安定性

§ 2-1 における系 (2.5) における $\epsilon_1(x)$ がある条件を満たす場合に Lyapunov 関数を構成することができ、大域的安定性を示すことができる。系は

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \{ \epsilon_1(x) - ay \} x \\ \frac{dy}{dt} &= \{ -\epsilon_2 + bx \} y\end{aligned}\tag{A.1}$$

とする。また § 2-1 と同様に

$$\begin{aligned}\epsilon'(x) &> 0 & 0 \leq x < x_0 \\ \epsilon'(x_0) &= 0 \\ \epsilon'(x) &< 0 & x_0 < x \\ \text{かつ} \quad \epsilon(0) &> 0, \quad \epsilon(\tilde{x}) &= 0\end{aligned}$$

とする。(A. 1) の平衡点 (x^*, y^*) は

$$\begin{aligned}x^* &= \frac{\epsilon_2}{b} \\ y^* &= \frac{\epsilon_1(x^*)}{a}\end{aligned}$$

で与えられるが、 $x_0 < x^* < \tilde{x}$ の場合にその平衡点が安定であることは導かれた。ここで次のような関数を考える。

$$H = y^p \left\{ -x^* \ln \frac{x}{x^*} + (x - x^*) \right\} + \int_{y^*}^y \frac{a}{b} (s - y^*) s^{p-1} ds\tag{A.2}$$

H を時間で微分すると

$$\frac{dH}{dt} = y^p (x - x^*) \left[\epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) + bp \left\{ -x^* \ln \frac{x}{x^*} + x - x^* \right\} \right]$$

となる。ここで

中島久男

$x > x^*$ に対して

$$\epsilon_1(x^*) - \epsilon_1(x) > bp \left\{ -x^* \ln \frac{x}{x^*} + x - x^* \right\}$$

$x < x^*$ に対して

(A.3)

$$\epsilon_1(x^*) - \epsilon_1(x) < bp \left\{ -x^* \ln \frac{x}{x^*} + x - x^* \right\}$$

となる p が存在したとすれば

$$\frac{dH}{dt} \leq 0$$

となり系は全域で安定となる。

Allee 型で最も簡単な型の関数

$$\epsilon_1(x) = -\alpha x^2 + \beta x + r \quad (r > 0)$$

について上の条件を満たす p を求めると、

$$p = \beta/b$$

となる。なぜならば

$$f(x) = \epsilon_1(x) - \epsilon_1(x^*) + bp \left\{ -x^* \ln \frac{x}{x^*} + (x - x^*) \right\}$$

とすれば、 $f(x)$ を x について微分すると、

$$\begin{aligned} f'(x) &= -2\alpha x + \beta + \beta \frac{x - x^*}{x} \\ &= \frac{-2\alpha x^2 + 2\beta x - \beta x^*}{x} \end{aligned}$$

となる。 $f'(x) \leq 0$ なる十分条件は

$$\beta^2 - 2\alpha\beta x^* \leq 0 \quad (\text{A.4})$$

であるが、平衡点が安定となる条件 $\epsilon'_1(x^*) \leq 0$ より

$$-2\alpha x^* + \beta \leq 0$$

であるから上の (A.4) の条件が満たされ、 $f(x)$ は単調減少関数である。また明らかに $f(x^*) = 0$ であるから条件式 (A.3) が成立する。従って系は大域的に安定である。

§ 2-1 において平衡点 x^* が $\epsilon'_1(x^*) = 0$ なる安定と不安定の境界にある場合にはそ

モデル生態系における安定性および周期性の平衡点の安定性については、境界の場合についても大域的に安定であることが示されている。

B. Allee 型増殖を持つ系の有界性

(2.7) で与えられた四つの曲線のうち、 C_4 上で系(2.5)のベクトルが領域の内部を向いているのは容易にわかる。

C_1 上におけるベクトルの方向を調べるために $K_1(x, y)$ を時間で微分すると

$$\begin{aligned}\frac{dK_1}{dt} &= b \{ \epsilon_1(x) - ay \} x + a \{ -\epsilon_2 + bx \} y \\ &= \epsilon_2 \left[\frac{bx \epsilon_1(x)}{\epsilon_2} - ay \right] \\ &= \epsilon_2 \left[\frac{bx \epsilon_1(x)}{\epsilon_2} + bx - K_1^0 \right]\end{aligned}\tag{B.1}$$

となる。ここで

$$K_1^0 = \max_{0 \leq x \leq \tilde{x}} \frac{bx \epsilon_1(x)}{\epsilon_2} + bx\tag{B.2}$$

とすると

$$\frac{dK_1}{dt} \leq 0$$

となる。したがって C_1 上におけるベクトルは領域 R の内部に向いている。

つぎに曲線 C_2 を考えるが、やはり $K_2(x, y)$ を時間で微分すると、

$$\begin{aligned}\frac{dK_2}{dt} &= b(x-x^*) \epsilon_1(x) \{ \epsilon_1(x) - ay \} + \left\{ -bx^* \ln \frac{x}{x^*} + b(x-x^*) + ay \right\} \\ &\quad \times \left[b(x-x^*) \{ \epsilon_1(x) - ay \} + a \{ -\epsilon_2 + bx \} y \right] \\ &= b(x-x^*) \epsilon_1(x) \left\{ \epsilon_1(x) - bx^* \ln \frac{x}{x^*} + b(x-x^*) \right\}\end{aligned}\tag{B.3}$$

となり、 $0 < x \leq x^*$ において

$$\frac{dK_2}{dt} \leq 0$$

中島久男

となり，したがって $K_2 = K_2^0$ 上のベクトルは領域 R の内部を向いている。ここで C_1 と C_2 を連続的につなぐため

$$K_2^0 = \frac{1}{2} (K_1^0 - \epsilon_2)^2 \quad (\text{B.4})$$

とおく。また $y \geq 0$ の領域における $K_2(x, y) = K_2^0$ 上の x の最小値を x_{\min} とする。

C_3 上で $K_3(x, y)$ を時間で微分すると，

$$\begin{aligned} \frac{dK_3}{dt} &= xy^p \{ \epsilon_1(x) - ay - p\epsilon_2 + pbx \} \\ &\geq xy^p \left\{ \epsilon_1(x) - a \left(\frac{K_3^0}{x_{\min}} \right)^{\frac{1}{p}} - p\epsilon_2 + pbx \right\} \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

ここで

$$p = \frac{\epsilon_1(0)}{2\epsilon_2} \quad (\text{B.6})$$

とおくと，

$$f(x) = \epsilon_1(x) - p\epsilon_2 + pbx = \epsilon_1(x) - \frac{\epsilon_1(0)}{2} + \frac{\epsilon_1(0)}{2\epsilon_2} bx$$

となり， $0 \leq x \leq x^* \leq x_0$ では， $\epsilon_1(x) > \epsilon_1(0)$ より， $f(x) > 0$ となり，また $x^* < x \leq \tilde{x}$ では $x^* = \epsilon_2/b$ より $f(x) > 0$ となる。したがって (B.5) において K_3^0 を十分小さくとれば (B.5) の右辺は正となる。ゆえに C_3 上においても (2.5) のベクトルは領域内を向いている。

C. 系 (2.13) における周期解の存在

ここで考える系は方程式 (2.13)

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \left\{ -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x} - ay \right\} x \\ \frac{dy}{dt} &= \left\{ -\frac{\epsilon_2}{x} + (b - \epsilon_2)x \right\} y \end{aligned} \quad (\text{C.1})$$

である。ここで

$$f(x) = -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x}$$

とすると $f\left(\frac{\epsilon_1}{\beta}\right) = 0$ であつ $\epsilon_1/\beta < x$ で $f(x) < 0$, $0 < x < \epsilon_1/\beta$ で $f(x) > 0$ となっている。状態空間に図7のような五つの直線および曲線 $C_1 \sim C_5$ を次のように構成する。

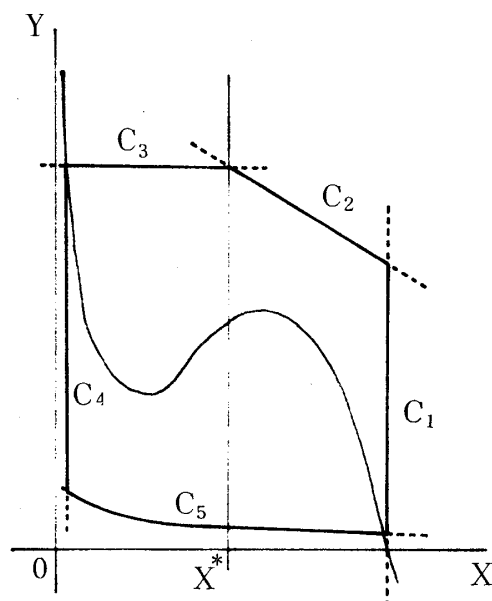


図 7

C_1 の方程式は $x = \epsilon_1/\beta$ とする。

C_2 は $x^* \leq x \leq \epsilon_1/\beta$ で定義され、方程式は

$$K_2(x, y) = (b - \epsilon_2)x + ay = K_2^0$$

とする。ただし K_2 は

$$K_2^0 = \max_{x^* \leq x \leq \epsilon_1/\beta} \left\{ \frac{\epsilon_1(b - \epsilon_2)x}{\epsilon_2\beta} \left(-\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1 + \epsilon_2}{x} \right) \right\}$$

とする。

C_3 の方程式は

$$y = \frac{1}{a} [K_2^0 - (b - \epsilon_2)x^*]$$

とする。この直線が $y = \frac{1}{a} f(x)$ と交わる点の x 座標を K_4^0 とする。

中島久男

C_4 の方程式は

$$x = K_4^0$$

とする。

最後に C_5 の方程式は

$$K_5(x, y) = xy^p = K_5^0$$

とする。ただし $p = \beta(\epsilon_1/\beta - \sqrt{\epsilon_2/(b-\epsilon_2)})/\epsilon_2 > 0$ 。

明らかに、 C_1, C_3, C_4 上では方程式 (B.1) で生成されるベクトルは領域 R の内の方を向いている。 C_2 上では $K_2(x, y)$ を時間で微分すると

$$\begin{aligned} \frac{dK_2}{dt} &= (b-\epsilon_2)x \left\{ -\beta x^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1}{x} \right\} - \frac{a\epsilon_2}{x}y \\ &= (b-\epsilon_2)x \left\{ -\beta^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1 + \epsilon_2}{x} \right\} - \frac{\epsilon_2}{x}K_2^0 \end{aligned}$$

となる。 $x^* \leq x \leq \epsilon_1/\beta$ では

$$\frac{dK_2}{dt} \leq (b-\epsilon_2)x \left\{ -\beta^2 + \epsilon_1 x - \beta + \frac{\epsilon_1 + \epsilon_2}{x} \right\} - \frac{\epsilon_2\beta}{\epsilon_1}K_2^0$$

となり、 K_2^0 の定義より

$$\frac{dK_2}{dt} \leq 0$$

となる。したがって C_2 上でもベクトルは R の内を向いている。

最後に C_5 を調べよう。 $K_5(x, y)$ を時間で微分すると

$$\frac{dK_5}{dt} = \left\{ -\beta x^2 + (\epsilon_1 - p\epsilon_2)x - \beta + \frac{\epsilon_1 - p\epsilon_2}{x} + pbx - ay \right\} xy^p$$

となる。

$$-\beta x^2 + (\epsilon_1 - p\epsilon_2)x - \beta + \frac{\epsilon_1 - p\epsilon_2}{x} + pbx$$

は $0 < x \leq \epsilon_1/\beta$ で正である。従って K_5^0 を十分小さくすることによって $K_4^0 \leq x \leq \epsilon_1/\beta$ における $K_5 = K_5^0$ 上の y の値を小さくすることができ、ゆえに

$$\frac{dK}{dt} > 0$$

とすることができる。このことから C_5 上でベクトルは R の中を向いていることが示された。

以上のことから Poincaré-Bendixon の定理により、平衡点が不安定であれば R 内に周期解が存在する。

D. 線型系 (4.12) の固有ベクトル

系 (4.12) の係数が作る行列 A は

$$A = \begin{pmatrix} -\varepsilon\beta' & 0 & -\varepsilon(1-\beta') \\ r_2 & -r_2 & 0 \\ 0 & r_1 & -r_1 \end{pmatrix} \quad (D.1)$$

で与えられる。この行列の固有方程式は

$$F(\lambda) = (\lambda + \varepsilon\beta')(\lambda + r_2)(\lambda + r_1) + \varepsilon r_1 r_2 (1 - \beta') = 0 \quad (D.2)$$

で与えられる。 $\beta' < 1$ より $F(0) > 0$ かつ $\lambda > 0$ において $F'(\lambda) > 0$ より、方程式 (D.2) は正の実根を持つことはできないことが確められる。このことから、この系の不安定性は、固有値が複素数で、その実部が正となる場合に限られる。負の実根で最小値を $-\nu$ とすると、 $F(-\varepsilon\beta')$, $F(-r_2)$, $F(-r_1)$ は全て正となることから、 ν は $\varepsilon\beta'$, r_2 , r_1 のいずれよりも大きいことがわかる。固有値 $-\nu$ に対する A の固有ベクトルを $^t(\hat{X}, \hat{Y}, \hat{Z})$ とすると、それらは

$$\begin{aligned} -\varepsilon\beta'\hat{X} - \varepsilon(1-\beta')\hat{Z} &= -\nu\hat{X} \\ r_2\hat{X} - r_2\hat{Y} &= -\nu\hat{Y} \\ r_1\hat{Y} - r_1\hat{Z} &= -\nu\hat{Z} \end{aligned} \quad (D.3)$$

の方程式を満たす。(D.3)より

$$\hat{Z} = \frac{r - \varepsilon\beta'}{\varepsilon(1-\beta')} \hat{X}$$

$$\hat{Y} = \frac{r_2}{r_2 - \nu} \hat{X}$$

となるが、このとき $\hat{X} > 0$ とすると $\hat{Z} > 0$, $\hat{Y} < 0$ となり、このベクトルの方向は § 4 の box (7) と (8) を結ぶ方向と一致している。すなわち系 (4.11) の平衡点 (1, 1, 1) の近傍においては、線型系 (4.12) で近似することができ、平衡点へ向かう特異的な軌道
の方向は、上記の固有ベクトルの方向と一致していることから、その特異的な軌道が
box (7) から (8) へ向かう、又はその逆方向となっている。

E. 系 (4.24) の confined set

ここでは式 (4.27) から (4.30) で与えられた六つの面で囲まれた領域が系 (4.24) の confined set となっていることを示す。

式 (4.27) で与えられた三つの面に関しては、その上でベクトルの方向は全て領域内部の方を向いていることは全て領域内部の方を向いていることは簡単に確められる。

次に (4.28) の面を調べるが、ここで

$$K_1^0 = \frac{\varepsilon_2 + \beta'}{\varepsilon_1 - \beta'} \left(\frac{\varepsilon_1}{\beta'} \right)^2 \left(\frac{2\varepsilon_1 - \beta'}{2\beta'} \right)^{-\frac{\varepsilon_2}{2r}} e^{\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{r\beta'}}$$

とおく。 $K_1(X, Y, Z)$ を時間微分し各々の区域で調べてみると、次のように全区域で負または零となっている。

(i) $1/2 < X \leq \varepsilon_1/\beta'$, $1 < Y \leq \varepsilon_1/\beta'$ において

$$\begin{aligned} \frac{dK_1}{dt} &= \left\{ \varepsilon_2(-1+Y) + \varepsilon_1 - \beta'X - (\varepsilon_1 - \beta')Z \right. \\ &\quad \left. + r(-Y+X) \left(-\frac{\varepsilon_2}{2r} \frac{1}{Y - \frac{1}{2}} + \frac{\varepsilon_2}{r} \right) \right\} K_1 \\ &\leq \left\{ \varepsilon_1 + \varepsilon_2X - \left(\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\beta'} + \varepsilon_1 \right) \right\} K_1 \leq 0 \end{aligned}$$

(ii) $1/2 < X \leq \varepsilon_1/\beta'$, $0 \leq Y < 1$ において

$$\begin{aligned}\frac{dK_1}{dt} &= \{ \varepsilon_1 - \beta' X - (\varepsilon_1 - \beta') Z - \varepsilon_2 + \varepsilon_2 Y \} K_1 \\ &\leq \left\{ \varepsilon_1 + \varepsilon_2 X - \left(\frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\beta'} + \varepsilon_1 \right) \right\} K_1 \leq 0\end{aligned}$$

(iii) $0 \leq X \leq 1/2$, $1 < Y \leq \varepsilon_1/\beta'$ において

$$\begin{aligned}\frac{dK_1}{dt} &= \left\{ -\varepsilon_2 + \varepsilon_2 Y + r(-Y + X) \left(-\frac{\varepsilon_2}{2r} \frac{1}{Y - \frac{1}{2}} + \frac{\varepsilon_2}{r} \right) \right\} K_1 \\ &= \frac{\varepsilon_2(Y-1)(2X-1)}{2Y-1} K_1 \leq 0\end{aligned}$$

(iv) $0 \leq X \leq 1/2$, $0 \leq Y \leq 1$ において

$$\frac{dK_1}{dt} = \varepsilon_2(-1+Y)K_1 \leq 0$$

ここで、この面上における Z の最大値を \tilde{Z} とする。式 (4.29) における α_0 を

$$\alpha_0 = \frac{(\varepsilon_1 - \beta') \tilde{Z}}{r}$$

とする。(4.29) で与えられている $K_2(X, Y, Z)$ を時間で微分すると

$$\begin{aligned}\frac{dK_2}{dt} &= -\varepsilon_1 + \beta' X + (\varepsilon_1 + \beta') \tilde{Z} X + (\varepsilon_1 - \beta')(Z - \tilde{Z}) Y \\ &\leq -\varepsilon_1 + \{ \beta' + (\varepsilon_1 - \beta') \tilde{Z} \} X\end{aligned} \quad (E1)$$

となる。この面上における X の最大値を X_{\max} とすると、(4.29) より

$$X_{\max} = \exp \left\{ \frac{(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + r \beta')(\varepsilon_1 - \beta')}{r \beta' \varepsilon_2} - K_2^0 \right\}$$

となる。そこで K_2^0 を十分大きくとれば、 X_{\max} はいくらでも 0 に近づくことから、

$$-\varepsilon_1 + \{ \beta' + (\varepsilon_1 - \beta') \tilde{Z} \} X \leq 0$$

となる K_2^0 が存在する。すなわち、

$$K_2^0 = \frac{(\varepsilon_1 \varepsilon_2 + r \beta')(\varepsilon_1 - \beta')}{r \beta' \varepsilon_2} - \ln \frac{\varepsilon_1}{\beta' + (\varepsilon_1 - \beta') \tilde{Z}}$$

とすればよい。

次に (4.29) で与えられる面上における X の最少値を \bar{X} とする。以後は $\bar{X} \leq X$ の範囲

中島久男

で考察を行う。(4.30)で与えられる面を調べるために、 $K_3(X, Y, Z)$ を時間で微分すると、

$$\frac{dK_3}{dt} = -\epsilon_1 + (\epsilon_1 - \beta' + \epsilon_2 \beta') Z$$

となる。この面上の Z の最大値 Z_{\max} は(4.30)より

$$Z_{\max} = \frac{1}{\widetilde{X}} e^{-K_3^0}$$

となる。そこで

$$K_3^0 = \ln \{ (\epsilon_1 - \beta' + \epsilon_2 \beta') / \epsilon_1 \widetilde{X} \}$$

とすれば

$$\frac{dK_3}{dt} \leq 0$$

となる。このようにして六つの面で囲まれた領域は系(4.24)の confined set となっている。

F. 系(5.6)の漸近挙動

系(5.6)において $\epsilon_1 = \epsilon_2 = \epsilon$ となる場合、(5.13)、(5.14)から安定性は言えたが、その場合、軌道が面 $ax = by$ 上の中立安定な閉軌道へと漸近することを示そう。系(5.6)と軌道が等しい系

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \{ \epsilon(x+y) - axz \} \frac{x}{byz} \\ \frac{dy}{dt} &= \{ \epsilon(x+y) - byz \} \frac{1}{bz} \\ \frac{dz}{dt} &= \{ -\epsilon_3(x+y) + ax^2 + by^2 \} \frac{1}{by} \end{aligned} \quad (F.1)$$

で考察する。ここで H_1 を(5.14)と同様

$$H_1 = \frac{by}{ax} \quad (F.2)$$

とする。(F.2)の時間微分は

$$\frac{dH_1}{dt} = 1 - H_1 \quad (\text{F.3})$$

となる。(F.3)より

$$H_1(t) = 1 + (H_1^0 - 1)e^{-t} \quad (\text{F.4})$$

となる。ただし H_1^0 は初期状態における H_1 の値である。

つぎに関数 H を (5.12) と同様に

$$H = -x^* \ln \frac{x}{x^*} + x - x^* - y^* \ln \frac{y}{y^*} + y - y^* - z^* \ln \frac{z}{z^*} + z - z^* \quad (\text{F.5})$$

とする。 H の時間微分は

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= -\frac{\varepsilon}{ab^2yz} (ax - by)^2 \\ &= -\frac{\varepsilon x}{bz} \frac{1}{H_1} (1 - H_1)^2 \geq -\frac{\varepsilon \tilde{x}}{b\tilde{z}} \frac{1}{H_1} (1 - H_1)^2 \end{aligned} \quad (\text{F.6})$$

となる。ただし \tilde{x} , \tilde{z} は、それぞれ初期状態によって定められる H の値を H^0 としたとき、 $H = H^0$ を満たす x の最大値および z の最小値である。(F.6) の H_1 に (E.4) の値を代入して積分すると

$$H(t) - H^0 \geq -\frac{\varepsilon \tilde{x}}{b\tilde{z}} \left[(H_1^0 - 1)(1 - e^{-t}) + \ln \left\{ \frac{1 + (H_1^0 - 1)e^{-t}}{1 + (H_1^0 - 1)} \right\} \right]$$

となる。ただし $H^0 = H(0)$ 。そこで $\lim_{t \rightarrow \infty} H(t) = H^\infty$ とすると

$$H^\infty \geq H^0 - \frac{\varepsilon \tilde{x}}{b\tilde{z}} \left[(H_1^0 - 1) - \ln \{ 1 + (H_1^0 - 1) \} \right] \quad (\text{F.7})$$

となる。そこで任意の $H^0 > 0$ に対し $H = H^0$ なる曲面を考えると、それによって \tilde{x} , \tilde{z} がきまるが、十分 1 に近い H_1^0 をとれば (F.7) の右辺を正とすることができ、そのとき $H^\infty > 0$ となる。 $H = H^0$ と $H_1 = H_1^0$ との交線上の点から出発する点は $H = 0$ となわち平衡点へ近づくことはできず、その平衡点のまわりをまわる閉軌道へと近づく。

G. loop のない捕食被捕食系における、係数の反対称化

系 (6.1) の各々の種を点として、捕食被捕食の関係にある種どうしを線分でむすぶ。

中島久男

そのとき、種1から種*i*までをこれら線分をたどっていくとき、loop がないという条件から、この経路は一意的に定まる。そのこの経路が

$$1 = (i, 1) \rightarrow (i, 2) \rightarrow \cdots \rightarrow (i, n_i - 1) \rightarrow (i, n_i) = i$$

とする。ただし (i, j) は1から*i*へ向かう経路上の*j*番目の種の番号とする。そこで

$$X_i = \prod_{k=1}^{n_i-1} \left(- \frac{\alpha_{(i,k),(i,k+1)}}{\alpha_{(i,k+1),(i,k)}} \right) X_i \quad (G.1)$$

とする。 X_i に対する方程式は (G.1) と (6.1) より

$$\frac{dX_i}{dt} = \{ \tilde{\varepsilon}_i(X_i) - \sum_{j \neq i} \beta_{ij} X_j \} X_i \quad (G.2)$$

となる。ただし

$$\beta_{ij} = \alpha_{ij} \prod_{k=1}^{n_j-1} \left(- \frac{\alpha_{(j,k+1),(j,k)}}{\alpha_{(j,k),(j,k+1)}} \right)$$

$$\tilde{\varepsilon}_i(X_i) = \varepsilon_i \left\{ \prod_{k=1}^{n_i-1} \left(- \frac{\alpha_{(i,k+1),(i,k)}}{\alpha_{(i,k),(i,k+1)}} \right) X_i \right\}$$

である。さて捕食被捕食関係にある *i*, *j* の対を考える。*i*, *j* は一本の線分で直接結ばれているので、ここで

$$1 = (j, 1) \rightarrow \cdots \rightarrow i \rightarrow j$$

とする。すると

$$\begin{aligned} \beta_{ij} &= \alpha_{ij} \prod_{k=1}^{n_j-1} \left(- \frac{\alpha_{(j,k+1),(j,k)}}{\alpha_{(j,k),(j,k+1)}} \right) \\ &= \alpha_{ij} \prod_{k=1}^{n_j-2} \left(- \frac{\alpha_{(j,k+1),(j,k)}}{\alpha_{(j,k),(j,k+1)}} \right) \left(- \frac{\alpha_{ji}}{\alpha_{ij}} \right) \\ &= -\alpha_{ji} \prod_{k=1}^{n_i-1} \left(- \frac{\alpha_{(i,k+1),(i,k)}}{\alpha_{(i,k),(i,k+1)}} \right) = -\beta_{ji} \end{aligned}$$

となり係数が反対称となる。

H. 条件 (6.13) を満たす α_i^k, β_j^h の存在

1 番目の L S G の各要素に対して

$$\alpha_i^1 = \alpha^1 \quad (i = 1, \dots, n_1) \quad (\text{H.1})$$

とする。つぎにこの L S G の p 番目の要素から隣接する h 番目の B S G 中の q 番目の要素に直接線分がでているとする。この h 番目の B S G 内の u 番目の要素まで q から続く線分が

$$p \rightarrow q \rightarrow \dots \rightarrow t \rightarrow u$$

となっているとき, β_u^h を

$$\beta_u^h = \left(-\frac{d_{tu}^{hh}}{d_{ut}^{hh}} \right) \dots \dots \dots \left(-\frac{b_{pq}^{lh}}{c_{qp}^{hl}} \right) \alpha^1 \quad (\text{H.2})$$

とする。このようにして全ての $i (i = 1, \dots, m_h)$ に対して β_i^h が一意的に定まる。(6.10) から明らかに β_u^h は正である。

h 番目の B S G 中の v 番目の要素から隣接する k 番目の L S G 中の w 番目の要素と直接むすびついているとすると

$$\alpha_w^k = -\frac{c_{vw}^{hk}}{b_{wv}^{kh}} \beta_v^h > 0 \quad (\text{H.3})$$

とし, k 番目の L S G 内の全ての要素に対し

$$\alpha_i^k = \alpha_w^k \quad (i = 1, \dots, n_k)$$

とする。

これらの操作をくりかえすことにより, 全ての α_i^k, β_j^h を定めることができ, かつそれらは正の値を持ち, さらに条件 (6.13) を満足している。

参 考 文 献

- (1) Andronov, A. A., and others; "Qualitative Theory of second-Order Dynamic Systems." (translated by D. Louvish) Jhon Wiley & Sons, New York (1973)

中島久男

- (2) Elton, C. S.; "The Ecology of Invasions by Animals and Plants." Mathuen and Co., London (1958)
- (3) Fisher, R., and Holme, H.; *Econometrica*, **3**, 225 (1935)
- (4) Gantmacher, F. R.; "Application of the Theory of Matrices." Wiley Interscience, New York (1959)
- (5) Gardner, M. R., and Ashby, W. R.; *Nature*, **228**, 784 (1970)
- (6) Gause, G. F.; "The Struggle for Existence," Baltimore; Williams and Wilkins (1934)
- (7) Goel, N. S., Maitra, S. C., and Montroll, E. W.; *Rev. Mod. Phys.* **43**, 231 (1971)
- (8) Gompertz, B.; *Phil. Trans. R. Soc. London* **115**, 513 (1825)
- (9) Hassell, M. P., and Varley, G. C.; *Nature (London)* **233**, 1133 (1969)
- (10) Hastings, S. P., and Murray, J. D.; *SIAM J. Appl. Math.* **28**, 678 (1975)
- (11) Holling, C. S.; *Mem. Entomol. Soc. Can.* **45**, 1 (1965)
- (12) Hutchinson; *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **50**, 221 (1948)
- (13) Ivlev, V. S.; "Experimental Ecology of the Feeding of Fishes." Yale Univ. Press, New Haven, Coneticut (1961)
- (14) Jones, G. S.; *J. Math. Anal. Appl.* **5**, 435 (1962)
- (15) Kaplan, J. L., and Yorke, J. A.; *SIAM J. Math. Anal.* **6**, 268 (1975)
- (16) Kolmogoroff, A. N.; *G. Instituto Ital. Attuari* **7**, 74 (1936)
- (17) Kolmogoroff, A. N.; *Prob. Kibern.* **25**, 101 (1972)
- (18) La Salle, J. and Lefschets, S.; "Stability by Lyapunov's Direct Method with Applications." Academic Press, (1961)
- (19) Lotka, A. J.; *J. Phys. Chem.* **14**, 271 (1910)
- (20) Lotka, A. J.; *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **6**, 410 (1920)
- (21) Lotka, A. J.; "Elements of Physical Biology." Baltimore Willians and Wilkins, (1925)
- (22) Lotka, A. J.; "Elements of Mathematical Biology." Dover, New York (1956)
- (23) MacDonald, N.; *Math. Biosci.* **28**, 321 (1976)
- (24) MacDonald, N.; *Math. Biosci.* **33**, 227 (1977)
- (25) Marsden, J. E., and McCracken, M.; "The Hopf Bifurcation and Its Applications." Springer-Verlag New York (1976)
- (26) May, R. M.; "Stability and Complexity in Model Ecosystems." Princeton University Press., Princeton (1973)
- (27) May, R. M., and Leonard, W.; *SIAM J. of Appl. Math.* **29**, 243 (1975)

- (28) Murdoch, W. W.; Ecol. Monogr. **39**, 335 (1969)
- (29) Quirk, J. P., and Ruppert, R.; Rev. Econ. Studies **32**, 331 (1965)
- (30) Rosenzweig, M.; Science **171**, 385 (1971)
- (31) Smale, S.; J. Math. Biol. **3**, 5 (1976)
- (32) Smith, F. E.; Ecology **44**, 651 (1963)
- (33) Tansky, M.; Prog. in Theor. Biol. **4**, 250 (1976)
- (34) Tansky, M. J. Theor. Biol. (to be published)
- (35) Tansky, M.; J. Math. Biol. (to be published)
- (36) Tyson, J. J.; J. Math. Biol. **1**, 311 (1975)
- (37) Verhulst, P. F.; Nuovo. Mem. Acad. R. (Bruxell) **18**, 1 (1845)
- (38) Volterra, V.; Mem. Acad. Nazionale Lincei (ser 6) **2**, 31 (1926)
- (39) Volterra, V.; Mem. R. Comitato Talassogr. Ital., mem. 131 (1927)
- (40) Volterra, V.; J. Cons., Perm. Int. Explor. Mer **III**, 1 (1928)
- (41) Volterra, V.; "Lecon sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie." Gauthier-Villas, Paris (1931)
- (42) Volterra, V.; Acta Biotheor. **3**, 1 (1937)
- (43) Watt, K. E. F.; Can. Entomol **91**, 129 (1959)
- (44) Watt, K. E. F.; "Ecology and Management." McGraw-Hill, New York (1968)